第7卷 第4期
1957年12月

昆 虫 学 报
ACTA ENTOMOLOGICA SINICA

Vol. VII, No. 4
December, 1957

烟台地区葡萄根瘤蚜（*Phylloxera vitifoliae* Fitch）观察*

李 傳 隆

（中国科学院昆虫研究所）

前 言

葡萄根瘤蚜是葡萄栽培事業上的一种大害虫，也是国际重要檢疫对象之一。

1954年9月苏联来华植物保护与植物檢疫考察組奥波連斯基专家在烟台張裕公司西葡萄山發現了葡萄根瘤蚜之后[1]，政府对此害虫極为重視，曾先后数次組織专家进行視察。1955年9月农業部委托山东大学生物系負責主持有关葡萄根瘤蚜的生活史，寄主品种及分布情况等的調査研究，9月15日作者受命前往烟台布置工作，在一个多月的工作期間，有机会对这一害虫进行了一些观察，現將有关葡萄根瘤蚜生物学方面的观察結果，整理出来，以供有关方面参考，敬希讀者們批評指教。

文献上有关葡萄根瘤蚜生物学的記載

葡萄根瘤蚜的生物学極为复杂，它們的發育过程往往由于寄主植物（葡萄）的种类或生长地区环境的差异而有所不同，現在擇要介紹于下：

（1）在美洲野生种葡萄上和一部份用美洲葡萄作砧木的欧洲种葡萄上，根瘤蚜的發育循环是完整的，它具有叶瘿型、根栖型、有翅型和有性型四种生物型，并且絕大部份以"冬卵"（即受精卵）越冬。

每年春天，由越冬卵孵化出来的干母在嫩叶上形成虫瘿，發育成长为孤雌生殖母蚜，产卵4—500粒后，母蚜即行死亡。

从这些未受精卵中孵化出来的幼蚜[2]，一部份在嫩叶上形成新的虫瘿，另一部份下地，寄生在幼根上变为根栖型，也行孤雌生殖。

根栖型孤雌生殖蚜在夏秋季节（6—10月）产生有翅型若虫（Nymph），若虫老熟，爬

* 本文引用的材料，大部份为本人在山东大学任职时所收集的。

1）葡萄根瘤蚜傳染到烟台的第一次記录者为張裕公司（1935）。

2）蚜虫的幼体都应称为若虫，但为避免混淆，在本文內有翅型的幼体称为"若虫"，而根栖型、叶瘿型的幼体称为"幼蚜"。

出土面，羽化成有翅型成虫，在枝叶上产生1—5个大小悬殊的卵(也是未受精的)，孵化为有性型个体，大卵孵化为♀蚜，小卵孵化为♂蚜。

♀蚜♂蚜均無口器，♀蚜于交配后，在树枝上产一"冬卵"而死亡。

这是葡萄根瘤蚜在美国东部及南部和欧洲部份地区的發育情况，但在其他一些地区，如美国的加州和法国的某些地方，虽然栽有美洲野生种葡萄，却沒有找到过"冬卵"。

(2)在欧洲种葡萄上，葡萄根瘤蚜的發育循环是不完整的，它沒有叶癭型这种个体。

由"冬卵"中孵化出来的干母，不能吮吸欧洲种葡萄的叶和根，而致不能生存，因此，根瘤蚜在欧洲种葡萄上一直認为是专以孤雌生殖来进行繁殖的。

(3)尼可拉也夫(Николаев, 1954)認为干母在欧洲种葡萄上發生了100年而每年死亡，这种沒有"有性更新"的發育方式是大可怀疑的。他們在索奇試驗分站，三年內檢查了209株葡萄并沒有發現过一个"冬卵"，但是他們發現从欧洲种葡萄上得来的有翅型成虫所产的7个小型卵，孵化出具有正常口器的幼虫，能够到根部取食，照常發育，脫皮4次，♀蚜体长567.5微米，身寬417.5微米；♂蚜体长400.1微米，身寬254.5微米，看到它們在交配，因此認为它們就是根瘤蚜在欧洲种葡萄上执行有性更新的有性个体。

飼养有翅型若虫及成虫的方法

本文观察用的材料是用下述方法飼养的：

从龙眼葡萄根上掘取生长有有翅型若虫的根瘤(Nodosities)和肿根(Tuberosities)，先把間或生长在一起的少数根栖型个体完全去掉，然后放在培养皿中，根瘤的基部和肿根两端都用脫脂棉裹好，以蒸餾水滴湿，随时适度加水，使根瘤永不干枯，亦不被水浸湿，这样，若虫的口針深插在根瘤的組織內継續取食，虫体安然固定在原处，絕不移动，得能迅速生长。

养有若虫的培养皿，放置在暗室內，除了观察摄影时見光外，一直保持着与其原来生活在土里时一样的黑暗。

羽化出来的有翅型成虫，移放在預置有嫩枝叶的指形管中，嫩枝的一端也裹有湿棉花，管口用棉花团塞紧，以防成虫外逸，这样虫体虽極微小，檢查时也不困难了。

观 察 結 果

作者在9月28日第一次在龙眼葡萄扦插苗植株的根瘤上找到有翅型若虫，以后，就尽量搜集若虫，携回室內，飼养观察。10月2日以后陆續羽化出有翅型成虫(圖1)，5日發現1个成虫在临死之前产了2个大卵，其中1个(另1卵中途坏死)在15日脫去卵壳而呈現为包有一層極薄的胎蔽膜的豫虫(prenymph)，脫下的卵壳附着在豫虫腹端腹面(圖2, 3)，这个豫虫于24日脫去胎蔽膜而孵化成一个有性型♀蚜，这种孵化方

式我們称之为“間接孵化” (Indirect eclosion)。

从卵到孵化成♀蚜一阶段中所經历的温度如下表：

日 月	5/X	6/X	7/X	8/X	9/X	10/X	11/X	12/X	13/X	14/X	15/X	16/X	17/X	18/X	19/X	20/X	21/X	22/X	23/X	24/X
室温 °C	16.5	14	13	14.5	16.5	18.5	19	19	19	16.5	18	19.5	16.5	15.5	18	16.5	15.5	16.5	18	18

有性型♀蚜体型狹長(体長 375 微米，身寬 162.5 微米)；無口器；聚眼大，深紅色；触角細長而匀称(全長 100 微米，第 3 节触角長 62.5 微米)，形呈棒状，末端圓鈍，近端处具有感覚圈一枚，形小。腹部末端鈍圓。腹內有卵一枚，卵占体長的 $^8/_{10}$ 以上(圖 4,5,12)。

10 月 26 日晨另有一个有翅型成虫在临死前产了 3 个小卵，大小与根卵相似，但其横軸則远为狹窄[1]，卵色極淡發光与大卵相同。至 11 月 9 日从卵孵化成豫虫，至 12 日因为当时室温已降低到 12.5 °C，故将其移放在衣袋內保温，13 日豫虫即脫去胎被膜，孵化为 2 个有性型♂蚜(另一卵干縮死亡)。

♂蚜体形狹長(其中之一体長为 300 微米，身寬为 125 微米；另一为 318.75 微米及 137.5 微米)，亦無口器，聚眼形大，色深紅，触角纖長匀称(其中之一触角全長 75 微米，第 3 节触角長 50 微米；另一为 81.25 微米及 56.25 微米)，第 3 节触角近端处亦具感覚圈一枚，形小。腹部末数节逐漸尖削，♂性外生殖器突出在腹部末端，呈乳头状，極为清晢(圖 6,7)。

此外，在 10 月 25 日清晨，观察到两个已經成長了的有翅型若虫(当时的体長已达 800 微米)，它們并不羽化为成虫而直接产了卵。其中之一在产了 4 个卵时，即被毒死，用来拍摄照片(圖 10)。其它一个若虫从 10 月 25 日到 11 月 5 日連續产了 15 个卵，产卵的若虫在 10 日收起口針离开原来的定居处而他行，至 11 日即行死亡(圖 8,11)。

有翅型若虫所产的卵(以后簡称若虫卵)，都为小型卵，卵幅远較根卵为狹，并且色淡發光(圖 9,10)。若虫卵等的測量数字見下表：

若虫卵号数	1	2	3	4	5	6	7	8	根卵1	根卵2	1个豫虫的体長
若虫卵的縱軸長度(微米)	287.50	268.75	287.50	262.50	275.00	287.50	293.75	287.50	293.75	300.00	306.25
若虫卵的横軸(卵幅)寬度(微米)	131.25	137.50	137.50	143.75	131.25	131.25	137.50	137.50	156.25	150.00	137.50

頗有趣味的是从这些若虫卵中可以孵化出 3 种不同結构的个体来，我們一共获得了 2 个♀蚜，2 个♂蚜和 4 个具有正常口器的仔蚜[2]。而在孵化前的若虫卵，都是放在

1) 小卵产出时黏在指形管底玻璃上，恐有損伤，不敢移动，故未摄影及測量。

2) 从若虫卵中孵化出来的幼体这里暂名之为“仔蚜”以示区别。其他若虫卵由于摄影，移搬，受损而未能孵化。

同一个培养皿之內的。

从若虫卵中孵化出来的♀蚜和♂蚜的形态特征，除♀蚜体型較小和腹內無卵而外，其他与典型的有性个体完全相同(圖 13, 14)。

仔蚜的体軀呈卵圓形；体幅很寬闊；聚眼小；触角粗壯，第 3 节触角的先端呈銳角状尖削；感覚圈大，極显著，經过仔細观察比較，在形态上，这种仔蚜与根栖型初孵化的幼蚜完全相同 (圖 15)。

測量 2 个仔蚜所得的数字如下表(其它 2 个已制为标本)：

仔蚜号数	体长 (微米)	身寬 (微米)	口器长(微米)	触角全长(微米)	第 3 节触角长 (微米)
1	356.25	150.00	162.50	112.50	87.50
2	331.25	156.25	150.00	100.00	75.00

还有一件值得注意的，就是所有从若虫卵中孵化出来的有性个体，它們的孵化过程都与正常的有性型个体完全一样，就是先脫去卵壳，再脫去胎薇膜，而两者之間在时間上也有相当长的間隔(圖 9)。

与上不同的是所有从若虫卵中孵化出来的具有正常口器的仔蚜，它們的孵化过程是单簡的，即卵壳与胎薇膜同时脫去，这种現象与一般根栖型、叶癭型孤雌生殖个体的幼蚜孵化过程完全相同 (圖 16)。这样的孵化方式我們名之为“直接孵化” (Direct eclosion)。

最后附帶叙述一下：在張裕公司西葡萄山园地里，邻接美洲野生种葡萄 (*Vitis riparia*) 的欧洲葡萄品种——如龙眼 (*V. vinifera lung-yean*)，长相思 (*V. vinifera seuvignon*) 和張裕 67 号 (*V. vinifera ribora*) 等的新叶上，也發見有叶癭型个体造成的虫癭，不过虫癭的發育不良，且多夭卒現象，叶上虫癭数也極稀少；此外看到一个現象，就是欧洲种葡萄愈靠近美洲野生种葡萄的植株，它們的有癭叶数也比較多些，而距离 1 丈以外的植株上面，始終沒有發見虫癭。

討 論

昆虫的孵化現象，归納起来，可以分为如下两种情況：

第一类是：胚胎在脫离它的保护物(卵壳和胎薇膜等)而出生的时候，卵壳和胎薇膜等是同时脫去的，这一类型的孵化現象，我們名之为“直接孵化”，在昆虫綱里，大多数昆虫的孵化过程是屬于这一类型的。

另外一类是：胚胎的出生必先脫去外面一層保护物 (卵壳) 而成为一个附肢尙被胎薇膜包裹着的不能自由活动的“豫虫”，然后再經过一次脫皮(脫去胎薇膜)之后，才能成

为一个活潑的小虫，这一类型的孵化現象，我們名之为“間接孵化”，在昆虫綱里也有不少种类是具有这样的間接孵化現象的，例如在不完全变态类里有屬于直翅目的蝗虫，同翅目的蟬，螳螂目的螳螂和蜻蛉目的蜻蛉 (Tillyard, 1916) 等等；在完全变态类里有双翅目的肉蝇等，肉蝇虽然并不产卵而直接产生幼虫，但是在幼虫剛脫离母蝇产卵管后的一瞬間，也要經过脫去胎蔽膜这一阶段的。

应該指出，所有上述的这些昆虫，在它們完成孵化的过程中，脫去卵壳和脫去胎蔽膜这两个阶段，都是紧相銜接而瞬即完成的。

一般昆虫的“豫虫态”的存在，是不难理解的，例如：蝗卵埋藏在1寸左右深的土壤中，当幼体孵化时，必須穿过这層比体壁远为粗糙坚硬的泥土，为了減少阻力，为了避免幼体在蠕动上升时与土粒發生磨擦所引起的損伤，利用豫虫体外包裹着的一層胎蔽膜来充当緩冲物，正是有它的必要性，当豫虫順利上升，一到地面时，随即脫去胎蔽膜而孵化成一个又健康又活潑的小蝗蝻，这种現象的存在，可以視为蝗卵土居的一种适应。

但是葡萄根瘤蚜这种昆虫的生物学太多样化了，从观察中發現它們由于个体类型的不同，而發生了两种不同的孵化方式：叶瘿型和根栖型孤雌生殖蚜的卵都行“直接孵化”，而有性型——♀蚜和♂蚜的出生則都行“間接孵化”，而且豫虫期特別地长。

不仅如此，尤其值得注意的是，同为一个母体——产卵的有翅型若虫所产的卵，孵化为具有正常口器的仔蚜的，也都采取“直接孵化”这一方式孵化；而孵化为有性个体(♀蚜和♂蚜)的，完全是采取“間接孵化”这一方式孵化；而它們(若虫卵)所处的环境是完全相同的。这样复杂的孵化現象，在昆虫綱里是沒有看見过的。我們深信其中一定存在着非常有意义的原因，不过目前尚未能得出圓滿的解釋。

至于葡萄根瘤蚜有翅型若虫产卵的問題，我們的看法是認为不太特殊的，因为在昆虫綱里，未熟个体的产卵現象，文献上有記載的亦不乏其例。譬如双翅目搖蚊科中的 *Chironomus grimmii* 的蛹能够产卵(Grimm, 1870)；鞘翅目小蠹岬科中的 *Micromalthus debilis* 的幼虫也能产卵 (Barber, 1913; Pringle, 1938)；而这些未熟个体所产的卵，都具有正常發育的能力。因此葡萄根瘤蚜有翅型若虫不羽化成成虫，由于它的卵巢的提前成熟而直接产了卵，这种現象，不能說是太特殊了。

总　結

1. 葡萄根瘤蚜在山东烟台地区，共有四种生物型——叶瘿型，根栖型，有翅型和有性型。

2. 有翅型成虫在烟台地区能产生正常的大卵及小卵，大卵将来孵化为♀蚜，小卵将来孵化为♂蚜。

3. 有翅型若虫，不羽化成成虫，也能产卵，产卵数多的达15枚(都是小型卵)，从这

些卵中可以孵化出三种不同的个体——即♀蚜，♂蚜以及具有正常口器的仔蚜。

4. 所有在烟台地区發現的有性个体（包括有翅型成虫和若虫所产的卵中孵化出来的♀蚜和♂蚜）均無口器。

5. 从若虫卵中孵化出来的具有正常口器的仔蚜的形态特征与根栖型幼蚜完全相同，并且两者都取"直接孵化"方式孵化，因此作者認为它們是屬于同一类型的"無性个体"；这与尼可拉也夫的看法是不相同的。

6. 观察發見：所有的有性个体（包括从若虫卵中孵出的♀蚜♂蚜在內）在孵化时一律采取"間接孵化"的方式，而且"豫虫期"保持極长。

最后应該指出：本工作由于时間極短，工作粗放，再加上本人对葡萄根瘤蚜素無研究，因此仅能将观察所得的一鱗半爪，提供給有关方面作为进一步研究的参考。

参 考 文 献

[1] 尼科拉也夫等著(方三陽等譯)：1956. 葡萄根瘤蚜，財政經济出版社。

[2] Николаев, Л. И.: 1954. О биологии виноградной филлоксеры Агробиология (5): 113—23.

[3] Barber, H. S.: 1913. Observations on the life history of *Micromalthus debilis* Lac. *Proc. Ent. Soc. Wash.* **15**:31—8.

[4] Grassé, P.P.: 1951. Famille des Phylloxeridae, Traitè de Zoologie, Tome X, Fasc. II. p. 1578—90.

[5] Grassi, B.: 1912. Contributo alla Conoscenza delle Fillosserine, Fillossera della vite. (Foa, A. 1912, Riassunta teorico-pratico della biologia della fillosera della vite p. I—LXXV.) G. Bertero E. C. Roma.

[6] Mordwilko, A.: 1927, Sur la biologie du Phylloxera de la Vigne, Les conditions de sa vie souterraine L'influence du climat. *C. R. Ac. So. Paris* **184**: 343—6.

[7] Pringle, J. A.: 1938. A contribution to the knowledge of *Micromalthus debilis* Lac. (Coleoptera). *Trans. R. Ent. Soc. Lond.* **87**: 271—86.

8] Tillyard, R. J.: 1916. Ferther observations of the emergance of dragon-fly larvae from the egg, with special reference to the problem of respiration, *Proc. Linn. Soc. New S. Wales*, **41**: 388—416.

圖 版 說 明

圖 版 I

1. 有翅型成虫整姿照片，上为根卵，用作比較（实物，放大）
2. 有翅型成虫所产的大卵孵化出的豫虫（卵壳尚附在腹端腹面）左为叶卵，用作比較（实物，放大）
3. 同上，豫虫腹面。示：触角及足尚包裹在胎膜中的情形，腹端一圈黑影，为脫下的卵壳（实物，極放大）
4. 从大卵孵出的有性型♀蚜的背面。示：体形，触角，聚眼等的特征（下列刻度每1小格为100微米）
5. 同上腹面。示：腹端圓鈍及充滿腹內尚未产出的大卵（实物，極度放大）
6. 从有翅型成虫所产的小卵孵化出的♂蚜的背面，右为根卵，用作比較（下列刻度每1小格为100微米）
7. 同上腹面。示：尖削的腹端及呈乳头状突出的♂性外生殖器（实物，極度放大）
8. 老熟的正常的有翅型若虫，中足附近的黑塊为翅函（wing sheaths）（实物，極度放大）。

OBSERVATIONS ON THE BIOLOGY OF THE GRAPE *PHYLLOXERA* IN CHEFOO

LEE CHUAN-LUNG
Institute of Entomology, Academia Sinica

This brief account contains the results of observations on the biology of the grape-phylloxera, *Phylloxera vitifoliae* Fitch, in Chefoo, Shantung Province, during the autumn of 1955.

The phylloxera appears normally in four forms in this distract: the gallicolae are abundant on American wild grape, *Vitis riparia*, but scarce on European vine, such as *Vitis vinifera sauvignon* Blanc., *Vitis vinifera ribola* Grun., and *Vitis vinifera lung-yean*, etc. The radicolae are fairly abundant on European vine, but very rarely found on American wild grape except in spring. The nymph of the sexuparae are discovered on the roots of European vine by the auther, and from which the sexuparae and the sexuales emerged in the laboratory.

Form the study on the biology of the grape-phylloxera, it shows that there are two special habits of eclosion as follows:

1. The young larvae of the gallicolae and the radicolae hatch directly from the egg with the chorion and the embryonic envelopes being ruptured at the same time. Such kind of hatching is called "direct eclosion".

2. The sexuales toll on a more complicated course. At first they reject the chorion and become a prepymph. Some days after, they rupture the embryonic envelope and become a true sexuale. Thus we named this kind of hatching as "indirect eclosion"

It should be mentioned here that another specially interesting discovery deserves description in this report. The nymph of the sexuparae also deposits a numbers of 15 small eggs, from which, some produce sexuales and some produce young larvae, and all of the sexuales and larvae hatch directly and indirectly in accordance with the rule as described above.

圖　版 II

9. 本文內测量用的 8 个若虫卵，2 个根卵和 1 个豫虫，豫虫脱下的卵壳尚附着在腹部末端(实物，放大)
10. 产过 4 个狹长小卵(右)的有翅型若虫的腹面，右上为 1 个根卵，用作比較(下列刻度，每 1 小格为 100 微米)
11. 产了 15 个小卵而死亡的有翅型若虫。示：腹部皺縮及腹端的乳头状突出状(玻片标本照片，放大)
12. 正常的有性型♀蚜腹面，腹中有多卵(玻片标本照片，極度放大)
13. 从若虫卵中孵出的♀蚜腹面，明显具备♀蚜的各項特征(玻片标本照片，体形放大倍率同圖 12，故可互作比較)
14. 从若虫卵中孵出的♂蚜腹面，明显具备♂蚜的各項特征(玻片标本照片，体形放大倍率与上同，故可互作比較)
15. 从若虫卵中孵出的具有正常口器的仔蚜腹面，明显具备有正常幼蚜的各項特征(玻片标本照片，放大倍率同上)
16. 根卵及正行直接孵化的幼蚜，在最下 1 个幼蚜的照片上，还可看到卵壳及胎被膜，正在同时脱去的情形 (实物，放大，位在前方而淺色的是胎被膜)